

An den durch 2 Querschnittsflächen begrenzten und geringelten Stecklingen befinden sich 4 Rindenwundränder, zwei wurzelwendige der Callusbildung günstige und zwei Scheitelwendige der Callusbildung ungünstige.

- d) Der absolut untere Rindenwundrand hat bei allen geringelten und aufrecht stehenden, wiewohl er der günstige ist, weil er in nassem Sande steht, keinen Callus gebildet, ingleichen der absolut obere Rindenwundrand, dagegen zeigte der obere Rindenwundrand, also der obere Rand der Ringelwunde, die absolut grösste Callusbildung, umsomehr, je grösser das Reservoir war, dessen Rindengrenze er bildete. Wurde diese selbst klein, so unterblieb die Callusbildung, da der 4te Rindenwundrand überhaupt unthätig war.
- e) Die beiden der Callusbildung günstigen Rindenwundränder liegen bei den verkehrt stehenden und geringelten Stecklingen in der Atmosphäre. Sie erweisen sich beide thätig, und zeigten sich da, wo die Ringelwunde ungleiche Reservoirs trennte, der Grösse des Reservoirs, welches sie begrenzten, entsprechend aktiv. Die beiden anderen Wundränder verharrten unthätig. Es ergibt sich somit auch für die Wundholz- und Callusbildung eine Polarisation der beiden Enden eines Stecklings.

25. H. Leitgeb: Die Sprossbildung an apogamen Farnprothallien.

Eingegangen am 15. Mai 1885.

Es ist durch die Untersuchungen de Bary's¹⁾ bekannt geworden, dass die an apogamen Farnprothallien zu beobachtende Sprossbildung in Bezug auf Ort und Zeit ihrer Anlage mit der Archegonbildung regulärer Prothallien im Wesentlichen übereinstimmt, also an die Unterseite meristischer Prothallien und an das unmittelbar hinter der Herzbucht gelegene Theilungsgewebe gebunden ist; so dass man geradezu sagen könnte, dass der sich später zum Farnpflänzchen ausgestaltende Höcker („Blatthöcker“) an Stelle eines Archegons in die Erscheinung tritt. Auch zeigte de Bary, dass in der grössten Mehrzahl der Fälle

1) Bot. Zeitung 1878.

die Orientirung der primären Glieder des Pflänzchens sowohl gegenüber dem Prothallium als auch gegeneinander im Wesentlichen dieselbe ist, wie bei regulären sexuell erzeugten Polyodiaceen-Embryonen.

Von dieser, von de Bary als „normal“ bezeichneten Sprossung kommen aber ziemlich häufig Abweichungen vor, welche als „anomale Sprosse“ das gemeinsame haben, dass „sie zwar gleich oder ähnlich den normalen zu beblätterten Stöcken heranwachsen, aber von diesen verschieden sind theils in ihrer Stellung und Orientirung, theils in ihrer anfänglichen Gliederung.“ Die von de Bary beschriebenen 5 Einzelfälle, die aber, wie er selbst sagt, sich bei aufmerksamen Nachsuchen gewiss durch viele andere vermehren liessen, lassen sich ungezwungen auf drei Typen zurückführen:

1. Der Spross steht an normaler Stelle; zeigt aber in Bezug auf Zahl und gegenseitige Orientirung seiner ersten Glieder und ebenso in Bezug auf ihr gegenseitiges Alter Abweichungen vom normalen Typus (Fall a, b, c. l. c. pg. 462).

2. An normaler Stelle ein Spross; ausserdem aber ihm gerade gegenüber auf der Dorsalseite des Prothalliums ein zweiter; in Bezug auf die ihn tragende Prothalliumfläche wie jener normal orientirt (Fall d.).

3. Die primären Glieder eines Sprosses vertheilen sich auf beide Prothalliumflächen. de Bary führt für diesen Typus nur den Fall e an, wo Wurzel und erstes Blatt an der Ventralseite, also an normaler Stelle, Stammscheitel und zweites Blatt dagegen an der Dorsalseite des Prothalliums befindlich waren. Ich füge hier einen zweiten Fall ein, auf den ich später zu sprechen kommen werde, wo der Spross mit Scheitel, erstem und zweiten Blatte an normaler Stelle, die erste Wurzel aber an der abgekehrten Prothalliumfläche befindlich ist. —

Ich werde an einem anderen Orte Gelegenheit haben, diese und andere Formen der Sprossbildung, der normalen sowohl wie der anomalen ausführlich zu besprechen, und hoffe, dass es mir durch Mittheilung ihrer Entwicklungsgeschichte gelingen wird, sie auch zu erklären, und mit unseren dormaligen Erfahrungen über Organanlage bei Farnen in Uebereinstimmung zu bringen. Auch schliesse ich für heute den sub 1 charakterisirten Typus von einer weiteren Erörterung vollkommen aus, da alle unter ihn zu subsummirenden Einzelfälle als Abweichungen und Abnormitäten eines Sprosses einer Erklärung ohnedies viel näher liegen, und in der That auch mit Hilfe unserer dormaligen Kenntnisse zur Noth erklärt werden könnten: So liesse sich das Vorhandensein zweier Stammscheitel und ebenso das zweier „erster“ Blätter wohl durch Spaltungen von ursprünglich einfachen Anlagen erklären, und auch das Vorkommen von zwei Wurzeln an der Basis des ersten

Blattes statt einer wäre um so leichter verständlich, als dies selbst an sexuell erzeugten Farnembryonen vorkommen kann¹⁾).

Viel schwieriger verständlich erscheinen auf den ersten Blick die sub 2 und 3 angeführten Typen, und mit ihrer Erklärung befassen sich die nachfolgenden Zeilen:

Ich habe seinerzeit gezeigt, dass die Dorsiventralität der Prothallien nicht allein durch das Licht induciert wird, sondern dass sie auch an den wachsenden Theilen eines Prothalliums durch Wechsel der Beleuchtungsrichtung nach Belieben umgekehrt werden kann. Es bezieht sich diese Wirkung des Lichtes nicht allein auf die Rhizoiden, sondern ebenso auf die Geschlechtsorgane und namentlich auf die Archegonien, deren Bildung man zu wiederholten Malen — und so lange überhaupt das Prothallium einen fortbildungsfähigen Scheitel besitzt — auf verschiedenen Seiten desselben hervorrufen kann. Bei gedrängter Stellung der Archegone kommt es dann häufig vor, dass dieselben sich beiderseits genau gegenüber liegen. Auch kann es vorkommen, dass nun beiderseits Archegone befruchtet werden und zur Bildung von Embryonen gelangen, und Dr. Heinricher hat bei *Ceratopteris* Prothallien erzogen, die an beiden Seiten und ziemlich weit vorgeschrittene Embryonen zeigten. —

Nun ist es durch dieselben Versuche, wie ich sie seinerzeit²⁾ an gestellt und mitgetheilt habe, ganz leicht nachzuweisen, dass auch die apogamen Prothallien bezüglich der Sprossanlage sich ganz in derselben Weise verhalten, wie die geschlechtlichen bezüglich der Archegonanlage, und dass es also ganz vom Belieben des Experimentators abhängt, auf welcher Seite die Sprossanlage erfolgen soll. Ist aber einmal eine solche vorhanden, so tritt allerdings gegenüber der Archegonbildung in so ferne ein Unterschied ein, als es nun durch Wechsel der Beleuchtung in der Regel nicht mehr gelingt, auch auf der nun beschatteten Seite eine Sprossanlage hervorzurufen, während allerdings das Auswachsen der jüngeren noch streckungsfähigen Zellen zu Rhizoiden häufig genug beobachtet werden kann. Dies Unterbleiben einer Sprossanlage an der nun beschatteten Seite ist aber leicht verständlich: Während nämlich durch die Archegonbildung der meristematische Scheitelrand des Prothalliums in keiner Weise alterirt wird, und das aus demselben hervorgetretene junge Gewebe gegen die geänderten Beleuchtungsverhältnisse in normaler Weise reagiren kann, sehen wir an den apogamen Prothallien nach Anlage des Sprosses eine Sistirung des Scheitelwachs-

1) Einen solchen merkwürdigen Fall fand Dr. Heinricher vor kurzen gelegentlich der Untersuchung von, zur Entscheidung anderer Fragen cultivirten, *Ceratopteris*-Embryonen. Es fand sich nämlich in jedem der beiden dem Fusse und der Transversalwand anliegenden und der Wurzelbildung zugewiesenen Octanten der hypobasalen Hälfte eine vollkommen selbständige Wurzelanlage.

2) Studien über Entwicklung der Farne. Sitzber. d. Wiener Akad. 1879.

thums eintreten. Es fehlt also das reactionsfähige Gewebe an der nun zur Schattenseite gewordenen Prothalliumfläche, und wenn hier auch, wie häufig bei *Aspidium falcatum*, die Zellen noch so weit empfindlich sind, dass ganze Gruppen derselben zu kurzen Papillen auswachsen¹⁾, so unterbleibt jedoch die volle Sprossbildung. Es verhält sich also das eine Sprossanlage tragende apogame Prothallium wie das mit einem sexuell erzeugten Embryo versehene, wo ja ebenfalls und wieder nur in Folge der Sistirung des Scheitelwachsthumes und des dadurch bedingten Mangels an reactionsfähigem Gewebe, an der neuen Schattenseite eine Production von Archegonien in der Regel nicht mehr erfolgt. Nun zeigen aber die oben erwähnten Beobachtungen Heinricher's an *Ceratopteris*, dass das letztere unter besonders günstigen Umständen denn doch möglich ist. Es wird dies dann der Fall sein, wenn zur Zeit der Umkehrung entweder überhaupt noch keine Befruchtung stattgefunden hat, oder die Embryobildung auf einer noch so frühen Stufe sich befindet, dass durch dieselbe eine Beeinflussung des Scheitels nicht eingetreten ist²⁾. Uebrigens hindert auch bei den apogamen Prothallien das Vorhandensein einer Sprossanlage noch nicht unbedingt das Auftreten einer neuen Anlage an der nun beschatteten Oberseite. Es ist dies dann der Fall, wenn jene erste Sprossanlage schon bis zu einem bestimmten Entwicklungszustand vorgeschritten ist. Ist sie jedoch in den ersten Stadien der Anlage, so tritt häufig die merkwürdige Erscheinung ein, dass nach erfolgtem Beleuchtungswechsel ihre weitere Ausbildung sistirt wird, und auf der nun beschatteten Oberseite eine neue Anlage in die Erscheinung tritt. Wir sehen also, dass, wenn nach erfolgter Sprossanlage der Beleuchtungswechsel stattfindet, die am Prothallium erfolgende Reaction eine verschiedene ist, und dass diese Verschiedenheit abhängig ist von dem Entwicklungsstadium, in welchem sich die Sprossanlage befindet: Weiterbildung derselben und Unterbleiben einer neuen Anlage an der nun beschatteten Seite, bei vorgerücktem Entwicklungsstadium jener; — oder Sistirung der Weiterentwicklung und Auftreten einer neuen Anlage an der abgekehrten nun begünstigten Prothalliumfläche bei minder weit vorgeschrittenem Anlagestadium. Ist dies richtig — und jeder ohnedies sehr

1) Es ist dies eine Erscheinung, die wie schon de Bary (p. 472) angiebt, auch unter normalen Verhältnissen, der Sprossanlage öfters vorausgeht.

2) Es ist kaum einem Zweifel unterworfen, dass die nach erfolgter Embryobildung fast immer zu beobachtende Sistirung des Scheitelwachsthumes darin seinen Grund hat, dass in Folge des grossen Bedarfes des Embryo's an Nährstoffen diese dem Scheitel nicht mehr zugeführt werden. Dies ist auch der Grund, warum unter normalen Verhältnissen jedes Prothallium nur einen Embryo ausbildet. Bei günstigen Ernährungsverhältnissen aber, und bei einem dadurch bedingten Ueberfluss an Baustoffen können auch mehrere Embryonen ausgebildet werden, und ich habe *Ceratopteris*culturen auf Nährstofflösung gesehen, wo die Mehrzahl der Prothallien 2 und viele auch 3 weit vorgeschrittene Embryonen trugen (Heinricher).

leicht anzustellende Versuch zeigt dies auf das Unzweideutigste, dann ist es ja schon a priori im hohen Grade wahrscheinlich, dass es ein Mittelstadium der Sprossanlage geben muss, wo ein Beleuchtungswechsel die Weiterentwicklung des Sprosses zwar nicht mehr zu hemmen vermag, dieser jedoch noch nicht kräftig genug ist, um die inducirende Wirkung des Lichtes auf die empfindlichen Prothalliumzellen zu überwinden. Es werden in solchen Fällen dann beiderseits Sprosse zur Entwicklung gelangen, und wenn dies relativ selten eintritt, so darf man sich darüber ebensowenig wundern, als über die Thatsache, dass in der Regel an den sexuellen Prothallien trotz der grossen Zahl der Archegone nur ein Embryo zur Entwicklung gelangt. Wie hier zwischen den befruchteten Eizellen resp. den Embryonen findet auch dort ein Concurrenzkampf statt, in dem auf der einen Seite der durch die schon vorhandene Sprossanlage ausgeübte Reiz, auf der anderen Seite die Lichtwirkung als concurrirnde Factoren in Betracht kommen, und der damit endet, dass der eine über den anderen den vollen Sieg davon trägt. Ich habe bei den zahlreichen diesbezüglich mit *Pteris cretica* und *Aspidium falcatum* angestellten Versuchen auch nur sehr selten Prothallien mit beiderseitigen Sprossanlagen erzogen, wogegen die Unterdrückung der einen und die Neubildung einer solchen auf der anderen Prothallseite zu den gewöhnlichen Erscheinungen gehörte.

Die hier gegebenen Auseinandersetzungen reichen also — so glaube ich — zum Verständniss des zweiten Typus vollständig hin.

Ich komme nun zum dritten weit sonderbareren, der, wie ich oben sagte, dadurch charakterisirt ist, dass die Glieder eines und desselben Sprosses sich auf verschiedene Seiten des Prothalliums vertheilen.

Ich möchte vorerst hervorheben, dass nach meiner Ansicht der von de Bary beschriebene Fall, und der von mir beobachtete nicht zusammengehören, und dass jener eigentlich unter den Typus 2 gehört. de Bary theilt mit, dass in beiden ihm zur Untersuchung gekommenen Fällen erstes Blatt und erste Wurzel an der Prothallium-Unterseite und in normaler Lage vorhanden waren, während der Stammscheitel mit schon angelegtem zweiten (resp. seinem ersten) Blatte jenen Gliedern genau gegenüber an der Prothallium-Oberseite hervorgetreten war. Ich möchte jedoch nach meinen Erfahrungen diese auf verschiedenen Prothalliumseiten befindlichen Glieder nicht als solche eines Sprosses, sondern als zwei verschiedenen Sprossen angehörig auffassen und diesen Fall somit dem zweiten Typus unterordnen. Freilich scheint dagegen der Umstand zu sprechen, dass, wie schon erwähnt, das neben dem ersten schon entfalteten Blatte, wie de Bary ausdrücklich hervorhebt, keine Spur eines Stammscheitels vorhanden war. Aber es ist wohl zu bedenken, dass der Stammscheitel, wie ja de Bary selbst angiebt, immer erst nach Bildung des „Blatthöckers“, ja selbst erst nach der Differenzirung der Scheitelzelle des ersten Blattes deutlich wird, dass

es also ganz gut denkbar ist, dass, vor Ausbildung der charakteristischen (durch die regelmässige 3 seitige Segmentirung der Scheitelzelle bedingten) Gruppierung der Zellcomplexe (Segmente) der Stammscheitel in der Weiterentwicklung gehemmt wurde, und dann als solcher nicht erkannt werden konnte, wobei aber noch der Umstand in Betracht zu ziehen ist, dass das erste Blatt ja schon entfaltet war, und dass die während seines Wachsthumes in den seiner Basis zunächst gelegenen Gewebeparthien nothwendiger Weise eintretenden Zerrungen und Verschiebungen ein Undeutlichwerden des unthätigen Stammscheitels auch dann bedingen mussten, wenn er auch in früheren Stadien in aller Deutlichkeit vorhanden gewesen wäre. Andererseits möchte ich darauf aufmerksam machen, dass die an der Prothallium-Oberseite neben dem Stammscheitel befindliche Blattanlage, wie es ja auch aus der Zeichnung (Fig. 10) unzweifelhaft hervorgeht, ihrer Lage nach nicht dem zweiten sondern dem ersten Blatte eines Sprosses entspricht, wie denn überhaupt, wenn wir den Complex der Glieder auf dieser Seite des Prothalliums für sich und ohne Rücksicht auf die der abgekehrten Seite betrachten, derselbe ebenso in Bezug auf die Orientirung gegen das Prothallium wie der einzelnen Glieder unter sich vollkommen einer normalen Sprossanlage entspricht. Ich deute also diesen Fall in der Weise, dass ich annehme, dass nach normaler Anlage eines Sprosses ein Beleuchtungswechsel stattgefunden hatte. In Folge dessen wurde an der nun beschatteten Oberseite eine neue Sprossanlage hervorgerufen, welche aber auf jene erste nur in so weit hemmend einwirkte, als die Bildung neuer Glieder unterblieb, wogegen die schon angelegten (erstes Blatt mit erster Wurzel) noch zur Ausbildung gelangen konnten.

Ist diese Deutung für den von de Bary beobachteten Fall, nach dem schon oben bei Besprechung des Typus 2 Mitgetheilten, nicht allein zulässig, sondern wie mir scheint, die einzig richtige, so gilt dies jedoch nicht für die von mir beobachteten Bildungsabweichungen. Hier haben wir es unzweifelhaft mit Gliedern eines und desselben Sprosses zu thun. Ich werde dies seinerzeit ausführlich darlegen und will für jetzt nur so viel erwähnen, dass ich diese erste an der abgekehrten Prothallium-Seite befindliche Wurzel in allen Entwicklungsstadien, auch vor ihrem Durchbruche im Innern des Prothalliums beobachtete, also zu einer Zeit, wo nach allen Erfahrungen an dessen Oberfläche der Blatthöcker unzweifelhaft hätte vorhanden sein müssen; was aber in keinem der zahlreichen von mir beobachteten Fälle der Fall war. Ich will noch hinzufügen, dass ich diese merkwürdigen Bildungen nicht zufällig auffand, sondern durch geeignete Versuchsanstellung absichtlich erzog.

Ich war dabei von folgenden Erfahrungen und Voraussetzungen geleitet: Schon seit Jahren war mir die ungemeine negativ heliotropische Empfindlichkeit der Wurzeln von Farnembryonen aufgefallen, die so

weit geht, dass ihr gegenüber die Schwerkraft geradezu unwirksam erscheint, und dass es durch geeignete Versuchsanstellung gelingt, sie zu vertikal nach aufwärts gerichtetem Wachstum zu zwingen. Ganz so verhalten sich auch die ersten Wurzeln der Sprosse von *Pteris cretica* und *Aspidium falcatum* und wahrscheinlich wohl auch die des anderen entschieden apogamen Farns (*Aspidium filix mas cristatum*) und der gelegentlich¹⁾ auch bei anderen Farn auftretenden ungeschlechtlich erzeugten Sprossanlagen: Legt man Prothallien von *Pteris cretica* mit ihrer die Sprossanlage tragenden Seite nach aufwärts in etwas Nährstofflösung enthaltende Uhrschildchen, und beleuchtet man nun dieselben von unten, so gelingt es, wenn man nur für eine absolut feuchte Umgebung Sorge trägt, ohne Mühe, vertikal nach aufwärts wachsende und öfters bis zu 1 cm lange Wurzeln zu erziehen²⁾. Es war nun schon a priori zu vermuthen, dass diese grosse Empfindlichkeit auch den Anlagen und schon vor ihrem Durchbruch durch das Prothalliumgewebe zukomme, ja dass vielleicht schon der Ort der Anlage durch die Lichtempfindlichkeit bestimmt werde. Zur Entscheidung dieser Frage eignet sich *Pteris cretica* weit mehr als die übrigen apogamen Farne und zwar aus dem Grunde, weil die Anlage der ersten Wurzel nur wenig später als die des ersten Blattes und zwar in der Regel noch in seinem innerhalb des Prothalliums gelegenen Gewebe erfolgt. Wenn man nun Prothallien, an welchen die Sprossanlagen eben mit der Lupe erkennbar sind (Stadium der Blatthöckerbildung), den geänderten Beleuchtungsverhältnissen aussetzt, so müssen unter einer grossen Anzahl von Exemplaren denn doch auch solche vorhanden sein, an welchen in den nun beleuchteten Anlagen die Wurzel entweder noch gar nicht angelegt oder wenigstens über das erste Anlagestadium noch nicht hinausgekommen ist, und es muss bei genügender Lichtempfindlichkeit gelingen, den Ort der Wurzelanlage zu verschieben, oder wenigstens die angelegte Wurzel in eine den abgeänderten Beleuchtungsverhältnissen entsprechende Wachstumsrichtung zu zwingen.

Ich habe eine grosse Zahl diesbezüglicher Versuche angestellt und dieselben mannigfach variirt, will jedoch für heute nur so viel anführen, dass es mir, wie ich es auch erwartet hatte, gelang, die Wurzel an der

1) Sadebeck fand sie bei *Todea africana*; ich bei *Osmunda* und *Ceratopteris*.

2) Bei dieser Versuchsanstellung kommt der allerdings vorhandene aber sehr schwache positive Geotropismus gar nicht zur Wirkung. Es ist dies eine nützliche Einrichtung, da unter natürlichen Verhältnissen die Prothallien ja vielfach Lagen einnehmen, wo eine überwiegende geotropische Empfindlichkeit der Wurzeln ihr Eindringen in das Substrat geradezu verhindern müsste. —

Wenn man diese heliotropische Empfindlichkeit der Wurzeln an Prothallien die am Substrate fest gewachsen sind, zu demonstrieren sucht (Verticalstellung der Substratfläche und Beleuchtung von unten), so tritt dieselbe allerdings ebenfalls aber immer nur undeutlich hervor, weil die Wurzeln sich sogleich vermöge ihres positiven Hydrotropismus dem Substrate zukrümmen.

abgekehrten ursprünglichen Ober- und nun Schattenseite zum Durchbruche zu bringen. Freilich war es nur ein äusserst geringer Procentsatz der in Cultur genommenen Prothallien! Ein Theil hatte die Wurzeln an normaler Stelle entwickelt; bei einem anderen Theile unterblieb ihre Bildung überhaupt, bei wieder anderen war sie vor ihrem Durchbruche an normaler Stelle abgestorben. Bei einigen aber — und das sind vielleicht die interessantesten und am meisten die Lichtwirkung beweisenden Fälle — war an der nun beschatteten Dorsalfläche nur eine höckerartige Auftreibung sichtbar, und es zeigte die mikroskopische Untersuchung, dass die Wurzel innerhalb des Prothalliums nach dieser Seite gekrümmt, aber vor ihrem Durchbruche durch das Prothallium abgestorben war. Auch will ich ausdrücklich betonen, dass in allen zur Untersuchung gekommenen Fällen des Durchbruches der Wurzel an der abgekehrten Prothallseite, diese immer die Schattenseite und in keinem einzigen Falle die Lichtseite war, womit allein schon — wie mir scheint, die Einwendung zurückgewiesen wird, als ob dieser Fall eben einer der möglichen Fälle anomaler Sprossung sei, der mit einer Lichtwirkung nichts weiter zu thun habe¹⁾).

Ich begnüge mich für heute mit der Mittheilung dieser Thatsachen. Eine ausführliche Darlegung der vielfach abgeänderten Versuche, wobei auch die geotropische und hydrotropische Empfindlichkeit, die Wirkung verschiedener Lichtfarben etc. in Frage kam, und ebenso das ganze entwicklungsgeschichtliche Detail soll an einem anderen Orte mitgetheilt werden.

1) Nach Constatirung der Lichtwirkung auf die Ausgestaltung der asexuell erzeugten Farnembryonen, war es wünschenswerth, die von mir schon einmal angeregte Frage, inwieweit äussere Kräfte auf die Organanlage am sexuell erzeugten Embryo einwirken können, neuerdings zur Erörterung zu bringen. Dr. Heinricher hat nun die Lösung dieser Frage in Angriff genommen; die Versuche sind jedoch noch nicht abgeschlossen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Leitgeb Hubert

Artikel/Article: [Die Sprossbildung an apogamen Farnprothallien. 169-176](#)